

Беспозвоночные в градиенте почв разного возраста под колонией морских птиц в районе Грэнфьорда (Шпицберген, Арктика)

© Н.В. Лебедева¹, А.А. Таскаева², Е.Н. Мелехина², Э.П. Зазовская³

¹Мурманский морской биологический институт РАН, ул. Владимирская, 17, Мурманск 183010 Россия. E-mail: lebedeva@ssc-ras.ru

²Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар 167982 Россия

³Институт географии РАН, Старомонетный пер., 29, Москва 119017 Россия

Резюме. Целью данного исследования был предварительный анализ распределения микроартропод (Oribatida, Collembola) и герпетобийных беспозвоночных (Aranei, Coleoptera) в почвах разного возраста под колонией морских птиц в окрестностях поселка Баренцбург (архипелаг Шпицберген). Были заложены два профиля: 1) вдоль склона под колонией птиц в перепаде высот от 50 до 100 м н.у.м.; 2) вдоль склона предгорной террасы с типичной тундровой растительностью в перепаде высот от 90 до 150 м н.у.м., – в которых выполнены сборы беспозвоночных в ловушки Барбера и отобраны почвенные образцы для определения радиоуглеродного возраста почв. Собрано 389 экземпляров беспозвоночных в двух местообитаниях. Установлено, что колония птиц начала формироваться более 1000 лет назад. Самые высокие активность и видовое разнообразие беспозвоночных отмечены на участке склона, радиоуглеродный возраст почвы которого датируется возрастом около 400 лет. Численность и видовая структура беспозвоночных существенно различаются в двух местообитаниях. Сообщество беспозвоночных более разнообразно в орнитогенном местообитании и включает представителей разных трофических уровней, в том числе хищников, в частности пауков и стафилид. На двух профилях отмечены уже известные для Шпицбергена виды: 5 видов орибатид (*Diapterobates notatus*, *Ceratoppia sphaerica*, *Hermannia reticulata*, *Oribatula tibialis*, *Tectocephus velatus*), 4 вида пауков (*Hilaira glacialis*, *Erigone arctica palaeartica*, *E. tirolensis*, *Mughiphantes sobrius*), 7 видов коллембол (*Hypogastrura viatica*, *Desoria tshernovi*, *Folsomia quadrioculata*, *Isotoma anglicana*, *Lepidocyrtus lignorum*, *Sminthurinus concolor*, *Sminthurus malmgreni*) и 2 вида стафилид (*Atheta graminicola*, *Boreophilina subplana*). Зарегистрировано новое местонахождение для редкого вида пауков *Erigone tirolensis*.

Ключевые слова: Oribatida, Aranea, Collembola, Staphylinidae, радиоуглеродное датирование, орнитогенные почвы, Шпицберген.

Invertebrates in the gradient of different age soils under a birdcliff at the Grønfyord Area (Svalbard, Arctic)

© N.V. Lebedeva¹, A.A. Taskaeva², E.N. Melekhina², E.P. Zazovskaya³

¹Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Vladimirskaya str., 17, Murmansk 183010 Russia. E-mail: lebedeva@ssc-ras.ru

²Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Kommunisticheskaya str., 28, Sykttyvkar 167982 Russia

³Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, Staromonetny lane, 29, Moscow 119017 Russia

Abstract. The aim of this study was a preliminary analysis of the distribution of microarthropods (Oribatida, Collembola) and herpetobiontic invertebrates (Aranei, Coleoptera) in soils of different ages under a seabird colony in the vicinity of the Barentsburg settlement (Svalbard). Two transects were established for the sampling: 1) along the slope under the birdcliff in the height gradient from 50 to 100 m a.s.l.; 2) along the slope of the foothill terrace with typical tundra vegetation in the height gradient from 90 to 150 m a.s.l., where invertebrates were collected by pitfall-traps. Soil samples were taken for the radiocarbon age dating of soils under birdcliff. We collected 389 specimens of invertebrates in both habitats. The formation of bird colony began over 1000 years ago. The highest activity and species diversity were on the slope plot where the radiocarbon age of the soil was about 400 years. The abundance and species structure of invertebrates differ significantly between the two habitats. The invertebrate community is more diverse in the ornithogenic habitat and includes invertebrates of different trophic level, including predators (spiders and rove beetles). Already known for Svalbard 5 species of oribatids (*Diapterobates notatus*, *Ceratoppia sphaerica*, *Hermannia reticulata*, *Oribatula tibialis*, *Tectocephus velatus*), 4 species of spiders (*Hilaira glacialis*, *Erigone arctica palaeartica*, *E. tirolensis*, *Mughiphantes sobrius*), 7 species of springtails (*Hypogastrura viatica*, *Desoria tshernovi*, *Folsomia quadrioculata*, *Isotoma anglicana*, *Lepidocyrtus lignorum*, *Sminthurinus concolor*, *Sminthurus malmgreni*) and 2 species of rove beetles (*Atheta graminicola*, *Boreophilina subplana*) are collected. A new locality has been registered for the rare spider *Erigone tirolensis*.

Key words: Oribatida, Aranea, Collembola, Staphylinidae, radiocarbon dating, ornithogenic soils, Svalbard.

Введение

Интерес к исследованию видового разнообразия и экологических процессов в наземных экосистемах высоких широт растет в связи с потеплением климата и усилением влияния человека в Арктике, в частности увеличением потока грузов, интенсивности освоения природных ресурсов, туристической активности [Descamps et al., 2017; Christensen et al., 2020]. В последние годы модельной площадкой для почвенно-зоологических исследований стал архипелаг Шпицберген. Было опубликовано множество частных и обобщающих работ с биогеографическим анализом современной фауны отдельных групп наземных одноклеточных и беспозвоночных: раковинных амёб [Mazei et al., 2018a, b], почвенных клещей [Лебедева и др., 2006; Ávila-Jiménez et al., 2011; Bayartogtokh et al., 2011; Coulson et al., 2011; Seniczak et al., 2017, 2020], пауков [Aakra, Hauge, 2003; Dahl et al., 2018], ногохвосток [Babenko, Fjellberg, 2006; Ávila-Jiménez et al., 2010] и др. Составлены списки видов фауны наземных беспозвоночных архипелага [Coulson, Refseth, 2004; Coulson, 2007], изучены некоторые природные и антропогенные факторы, приводящие к инвазии беспозвоночных на архипелаг [Lebedeva, Krivolutsky, 2003; Лебедева и др., 2006; Yang et al., 2010; Coulson et al., 2013a, b, 2015; Mazei et al., 2018b; Ávila-Jiménez et al., 2019 и др.], выполнен таксономический и биогеографический анализ фауны архипелагов Баренцева моря, включая Шпицберген [Coulson et al., 2014]. Однако остается немало пробелов в понимании особенностей распределения беспозвоночных многих таксономических групп в разных типах наземных местообитаний архипелага.

Своеобразными местообитаниями являются птичьи базары, места массового гнездования морских колониальных птиц, воздействие которых на ландшафт, почву, состав растительных ассоциаций были детально изучены в разных широтах [Ардамацкая, 1967; Бреслина, Карпович, 1967, 1969; Татарникова, 1967, 1975; Бызова и др., 1986; Зеленская, 1995; Иванов, 2006; Иванов, Авессаломова, 2008; Иванов и др., 2009]. Для птичьих базаров Шпицбергена показано, что одним из факторов, влияющих на свойства почв, является постоянное поступление птичьего гуано [Zwolicki et al., 2013]. Установлено, что от одной из колоний люрика *Alle alle* (Linnaeus, 1758) (Хорнсунд, Шпицберген) поступает 60 т/км² (сухого вещества) гуано в год [Stempniewicz, 1990, 1992]. Источником органического вещества в таких местообитаниях являются остатки пищи, которую взрослые приносят птенцам, скорлупа яиц, останки мертвых птенцов, перья и др. Для орнитогенных почв характерна пониженная кислотность, избыток фосфора и нитратов [Zwolicki et al., 2013], что влияет на свойства и распределение отдельных видов растений [Zmudczyńska et al., 2008; Zmudczyńska-Skarbek et al., 2013] и способствует формированию специфических интразональных сообществ орнитогенной и орнитофильной растительности на архипелаге [Euroala, Hakala, 1977; Chajkowska, 1992; Odasz, 1994; Thannheiser, Wüthrich, 1999; Королева, 2004; Королева и др., 2008 и др.]. Особенности процессов почвообразования и возраст возникновения колоний птиц в высокоширотной Арктике, в том числе на Шпицбергене, а также вопросы сроков начала колонизации архипелага после отступления ледника обсуждаются в литературе [Yuan et al., 2010; Davidson et al., 2018; Gąsiorowski, Sienkiewicz, 2019]. Выяснение сроков колонизации

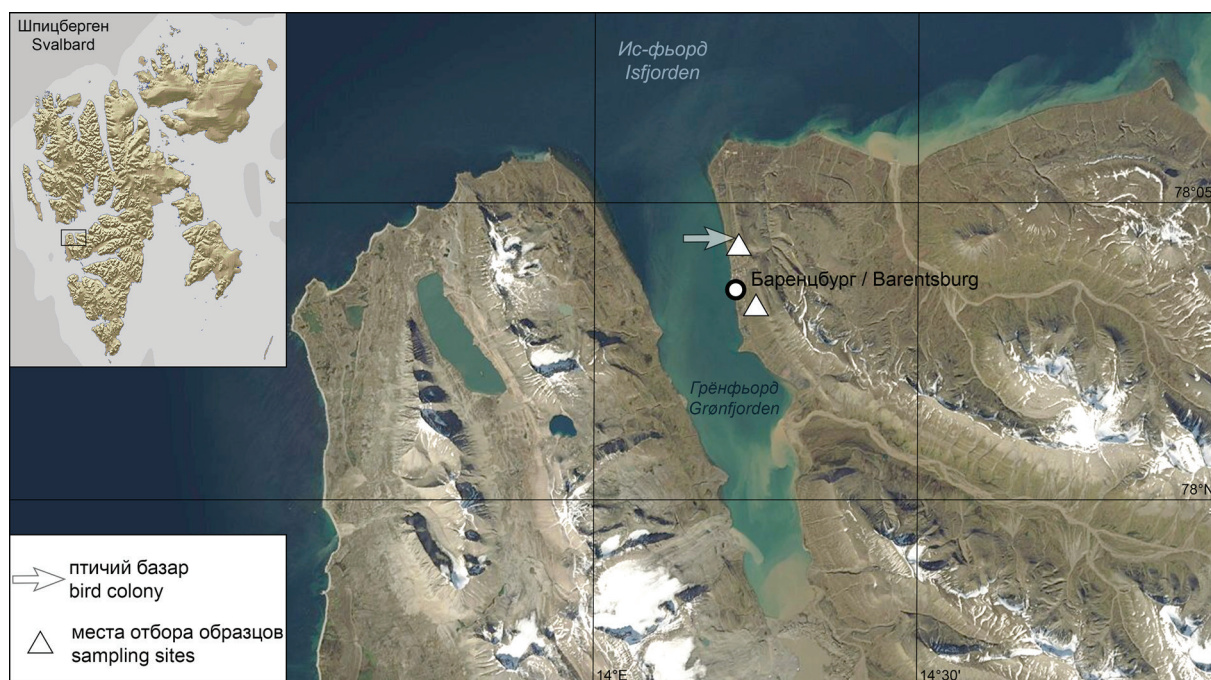


Рис. 1. Географическое положение места исследования.

Fig. 1. Geographical location of the research site.

птицами скальных местообитаний весьма важно для понимания формирования и функционирования этих уникальных экосистем.

Особые условия, формирующиеся под поселениями птиц и в зоне их влияния, по сравнению с зональными местообитаниями не могут не сказываться на составе почвообитающих беспозвоночных. В последние годы появились публикации о влиянии колоний морских птиц Шпицбергена на почвообитающих раковинных амёб [Mazei et al., 2018a], тихоходок [Zawierucha et al., 2015, 2016] и коллембол [Zmudczyńska et al., 2012; Zmudczyńska-Skarbek et al., 2015]. Целью данного исследования был предварительный анализ распределения микроартропод (панцирных клещей и ногохвосток) и герпетобионтных беспозвоночных (пауки, стафилиниды) в почвах разного возраста под колонией птиц.

Материал и методы

Район исследований. Полевые исследования были проведены с 16 по 28 июля 2010 года на побережье залива Грэнфьорд в окрестностях поселка Баренцбург (78°02'N / 14°12'E в.д.), где имеется небольшая колония птиц (остров Западный Шпицберген, архипелаг Шпицберген) (рис. 1). Архипелаг Шпицберген, омываемый Гренландским и Баренцевым морями, расположен в высокоширотной Арктике (74–81°N / 10–35°E) на расстоянии около 700 км от ближайшего материкового побережья. Его площадь составляет приблизительно 63000 км², около 60% которых покрыто ледниками [Hisdal, 1985].

По данным 1981–2010 годов, среднегодовая температура в районе поселка Лонгйр (остров Западный Шпицберген) составляет –4.6 °C, положительная средняя температура (5.2 °C) наблюдается только в летние месяцы (с июня по сентябрь) [Førland et al., 2011]. В июле 2010 года в поселке Баренцбург температуры воздуха и почв были положительными со значительными колебаниями в течение суток (рис. 2). Температура воздуха колебалась от 2.6 до 11.6 (6.0 ± 1.7 (SD)) °C, а почвы – в пределах 3.2–27.3 (10.0 ± 4.4; $n = 240$) °C. Средние температуры на поверхности почвы были в среднем существенно выше температуры воздуха, что связано с прогреванием поверхности почвы на солнце ($t = 17.8$; $df = 239$; $P < 0.001$).

Местообитания. Были заложены два профиля: 1) вдоль крутого склона под колонией птиц с орнитогенными почвами и растительностью в перепаде высот от 50 до 100 м н.у.м.: 5 пробных площадок (ПП) (B1 – 49 м н.у.м.; B2 – 57 м н.у.м.; B3 – 65 м н.у.м.; B4 – 71 м н.у.м.; B5 – 98 м н.у.м.) (рис. 3); 2) вдоль пологого склона предгорной террасы с типичной растительностью среднеарктической тундровой зоны (подзона тундровой растительности внутренних фьордов (Inner Fjord Zone) [Elvebakk, 1990]) к югу от поселка в перепаде высот от 90 до 150 м н.у.м.: 4 ПП (T1 – 86 м н.у.м.; T2 – 102 м н.у.м.; T3 – 118 м н.у.м.; T4 – 151 м н.у.м.), – в которых выполнены сборы беспозвоночных и отобраны почвенные образцы для определения радиоуглеродного возраста почв (рис. 4).

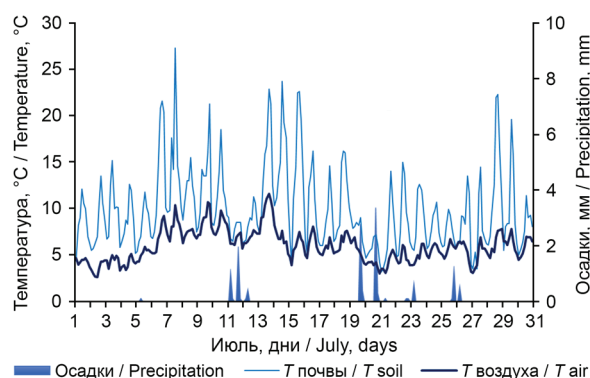


Рис. 2. Динамика выпадения осадков, температуры (T) воздуха и почвы в июле 2010 года по данным метеостанции в поселке Баренцбург.
Fig. 2. Dynamics of precipitation, air and soil temperatures (T) in July 2010 according to the meteorological station in Barentsburg.

Относительно немногочисленная колония птиц расположена к северу от поселка Баренцбург на скальных образованиях на высотах 130–200 м н.у.м. У подножья склона проходит дорога, соединяющая поселок с вертолетной площадкой. Колония описана в разных исследованиях [Зырянов, Марасаев, 2003; Иваненко, 2006, 2009; Mazei et al., 2018b]. В ней размножаются 140–150 пар люриков, 30–40 пар обыкновенных чистиков *Cephus grylle* (Linnaeus, 1758), 20 пар бургомистров *Larus hyperboreus* Gunnerus, 1767, 20–25 пар белощекой казарки *Branta leucopsis* (Bechstein, 1803). Доминанты среди гнездящихся в колонии птиц – люрики, специализированные планктонофаги, основу пищевого рациона которых составляет калянус *Calanus glacialis* Jaschnov, 1955 (73–88% от общей численности, 68–90% от общей энергетической ценности жертв, приносимых птенцам [Jakubas et al., 2020]).

Состав растительного сообщества вдоль профиля под птичьим базаром с неравномерным увлажнением, неоднороден: B1 – травяно-моховая растительность с большим видовым разнообразием сосудистых растений и мхов (*Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, *Polytrichum* spp.), сильное увлажнение, благоприятное для развития бриофитов; B2 – ивково-ожиговое сообщество с минимальным количеством мхов, встречается *Potentilla hyparctica* Malte, что может свидетельствовать о снижении степени увлажнения; B3 – ивково-ожигово-моховое сообщество (доминантные виды: *Salix polaris* Wahlenb., *Bistorta vivipara* (L.) Delarbre, *Lusula confusa* Lindeb., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr.), встречается также ясколка альпийская *Cerastium alpinum* L.; B4 – травяно-моховое сообщество, где обилие *Ranunculus sulphureus* C.J. Phipps, что может свидетельствовать об усилении увлажнения, *Salix polaris* представлен в минимальной доле; B5 – ивково-ожигово-моховое сообщество, сходное с B3 [Марковская, Шмакова, 2017].

Для профиля на предгорной террасе характерна зональная растительная ассоциация *Lizulo confusae-Salicetum polaris*, формирующая сомкнутое сообщество с довольно богатым видовым составом и разнообразной структурой [Королева и др., 2008].

Определение радиоуглеродного возраста почв. Образцы отбирали из нижней части органо-

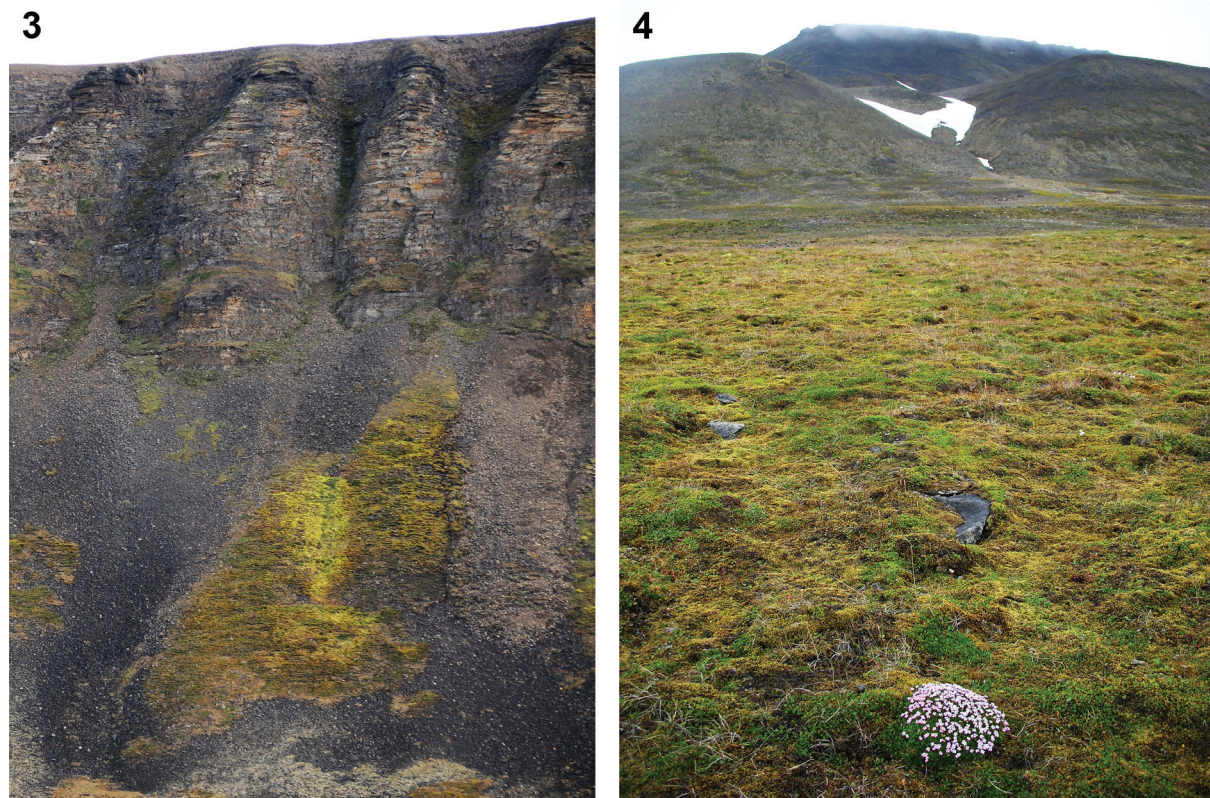


Рис. 3–4. Местобитания почвенных беспозвоночных в окрестностях поселка Баренцбург.

3 – под скальной колонией птиц, орнитогенная почва и растительность; 4 – склон морской террасы, типичная арктическая тундра.

Figs 3–4. Habitats of soil invertebrates in the vicinity of the Barentsburg settlement.

3 – under the birdcliff, ornithogenic soils and vegetation; 4 – the slope of the sea terrace, typical arctic tundra.

аккумулятивного горизонта на профиле под колонией птиц в тех же ПП В1–В5, где выполняли сборы беспозвоночных. Радиоуглеродное датирование было проведено в лаборатории радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии Института географии РАН (Москва, Россия). Для датирования выделялись гуминовые кислоты по принятой в лаборатории методике [Чичагова, 1985; Чичагова и др., 2008]. Определение активности радиоуглерода проводили на ультранизкофономом жидкостинтилляционном спектрометре-радиометре Quantulus1220 (Wallac, Финляндия). Калибровка полученных результатов была выполнена в программе Calib 6.0, скорости углеродного обмена рассчитаны с использованием модели Черкинского – Бровкина.

Сбор беспозвоночных. Для сбора почвенных беспозвоночных на уровне почвенной подстилки были выставлены ловушки Барбера, представляющие собой пластиковые стаканы объемом 330 мл с диаметром входного отверстия 60 мм, заполненные на одну треть фиксирующей жидкостью (40%-й раствор NaCl). На каждой ПП двух профилей (В1–В5 и Т1–Т4) были установлены по 2 ловушки на расстоянии 10 м друг от друга (всего 18). Собранных беспозвоночных фиксировали в 70%-м этаноле для дальнейшего определения.

Данные о погоде получены из базы данных наблюдений по срокам метеостанции поселка Баренцбург,

представленные на сайте <http://aisori-m.meteo.ru/> [Веселов и др., 2018].

Статистический анализ данных выполнен стандартными методами. Использован критерий Стьюдента для связанных выборок для оценки различий средних температур воздуха и почвы, критерий χ^2 для сравнения структуры распределения беспозвоночных в разных местообитаниях в программах STATISTICA 10.0 и MS Excel 10.0.

На рисунке 1 использованы некоторые изображения с сайта <http://www.mapnall.com/>.

Результаты и обсуждение

Возраст почв. Анализ возраста почв вдоль исследуемой трансекты по склону показал (табл. 1), что наиболее древние почвы расположены у основания склона (В1 и В2).

Можно полагать, что начало формирования почвенного профиля колонии птиц на исследуемой территории произошло не ранее, чем в интервале 1260–1307 лет тому назад для ПП В1 и 960–1062 лет назад для ПП В2. Скорости углеродного обмена для этих почв очень низкие – 0,83–0,89. Следует отметить, что эти участки расположены в наиболее задернованной части изученного профиля с повышенным растительным бонитетом. Далее вверх по склону наблюдается уменьшение радиоуглеродного возраста,

Таблица 1. Результаты радиоуглеродного датирования почв под птичьим базаром в окрестностях поселка Баренцбург.
Table 1. Results of radiocarbon dating of soils under the birdcliff in the vicinity of the settlement Barentsburg.

Пробная площадка / Sample plot	Высота, м н.у.м. / Height, m a.s.l.	Глубина органо-аккумулятивного горизонта почвы, см / Depth of the organo-accumulative soil horizon, cm	Радиоуглеродный возраст, лет назад (BP) / Radiocarbon age, years ago (BP)	Кг, г/кг С в год / Kr, g/kg C per year
B1	49	15–18	1350 ± 40	0.83
B2	57	20–24	1110 ± 50	0.89
B3	65	18–20	400 ± 60	1.36
B4	71	3–7	120 ± 50	–
B5	98	2–5	Современный / Contemporary	2.01

и на самой верхней ПП B5, в почве, развивающейся под преобладающим лишайниково-моховым покровом, нами получена современная активность радиоуглерода и наиболее высокая скорость углеродного обмена. Ранее нами была выполнена датировка возраста почв, расположенных в сходных геоморфологических позициях на склоне приморской террасы (долина Грёнфьорда), которые можно рассматривать как естественный фон. Радиоуглеродный возраст аналогичных горизонтов этих почв колеблется в интервале от 0 до 200 лет (неопубликованные данные Э.П. Зазовской). Это свидетельствует о том, что орнитогенные почвы в нижней части склона значительно старше. Проведенные радиоуглеродные исследования органического вещества орнитогенных почв это подтверждают. Однако следует отметить, что колония птиц близ поселка Баренцбург существенно моложе более крупных птичьих базаров архипелага и начала колонизации архипелага птицами (9600 лет назад [Yuan et al., 2010]).

Таксономический состав беспозвоночных. Собрано 389 экземпляров беспозвоночных. Идентифицировано 5 видов орибатид, 4 вида пауков, 7 видов коллембол и 2 вида жуков-стафилинид. Таксономический состав беспозвоночных, собранных на двух профилях, представлен в таблице 2.

Панцирные клещи. В сборах доминировал *Diapterobates notatus*, менее обильным был *Ceratoppia sphaerica*, единично встречались *Hermannia reticulata*, *Tectocephus velatus* и *Oribatula tibialis*. В почвах под колонией встречаемость орибатид (100 экз.) была выше, чем в почвах типичной тундры (12 экз.). В орнитогенной почве обнаружено 3 вида: *Diapterobates notatus*, *Ceratoppia sphaerica*, *Hermannia reticulata*, относящиеся к жизненной форме обитателей поверхности почвы и верхних горизонтов подстилки [Кривоуцкий и др., 1995]. На склоне с типичной тундрой найдены единичные экземпляры четырех видов: *Diapterobates notatus*, *Ceratoppia sphaerica*, *Tectocephus velatus* и *Oribatula tibialis*. Первые два вида, как указано выше, – обитатели поверхности почвы, а *Tectocephus velatus* и *Oribatula tibialis* относятся к жизненной форме неспециализированных видов, группе эврибионтных высших орибатид [Кривоуцкий и др., 1995]. Отмечена агрегированность пространственного распределения *Diapterobates notatus*: в одной ловушке было найдено 82 экземпляра этого вида.

Diapterobates notatus, *Ceratoppia sphaerica*, *Hermannia reticulata* распространены циркумполярно

[Melekhina, 2020]. *Diapterobates notatus* характерен для многих растительных сообществ на Шпицбергене [Bayartogtokh et al., 2011; Seniczak et al., 2017]. В местообитаниях с развитым моховым покровом и на птичьих базарах плотность этого вида (взрослых и личинок разных возрастов) варьирует в широких пределах: 1–185 экз./дм² [Seniczak et al., 2017]. Вид зарегистрирован также в материковой тундре европейского северо-востока [Melekhina, 2020]. *Ceratoppia sphaerica* встречается в тундровых и интразональных сообществах Югорского полуострова и Полярного Урала [Сидорчук, 2009; Мелехина, Зиновьева, 2012], *Hermannia reticulata* – субдоминант в сообществах равнинной тундры на Югорском полуострове [Мелехина, Зиновьева, 2012]. Космополит *Tectocephus velatus* и голарктический полизональный *Oribatula tibialis* – виды, широко распространенные как в материковой, так и в островной части евразийского сектора Арктики [Bayartogtokh et al., 2011; Coulson et al., 2014; Melekhina, 2020].

Все эти виды уже отмечались в орнитогенных субстратах, а некоторые из них даже доминировали в структуре группировок беспозвоночных в этих условиях. Так, взрослые и преимагинальные стадии *Diapterobates notatus* были найдены в гнездах моевки *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758) и обыкновенной гаги *Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758) на Шпицбергене, в районе Конгс-фьорда [Coulson et al., 2009]. В окрестностях поселка Баренцбург *D. notatus* ранее был обнаружен в гнезде пуночки *Plectrophenax nivalis* (Linnaeus, 1758) [Лебедев, 2009], в гнездах бургомистра, где он был доминирующим по обилию [Лебедева и др., 2012]. На Восточном Мурмане и на острове Вайгач этот вид находили в гнездах птиц [Лебедев, 2009; Мелехина и др., 2019]. *Ceratoppia sphaerica* ранее отмечали в орнитогенной почве вблизи поселка Баренцбург [Лебедева и др., 2006], в гнездах бургомистра на Шпицбергене [Лебедева и др., 2012] и лапландского подорожника *Calcarius lapponicus* (Linnaeus, 1758) на острове Вайгач [Мелехина и др., 2019]. *Hermannia reticulata* найден на Новой Земле в почве и гнездах малого лебедя [Кривоуцкий и др., 2003]. Вид встречали ранее в гнездах бургомистра на Шпицбергене [Coulson et al., 2009; Лебедева и др., 2012]. Отмечен в орнитогенной почве, гнездах и оперении птиц на Восточном Мурмане [Лебедев, 2009], в гнездах лапландского подорожника на острове Вайгач [Мелехина и др., 2019]. *Oribatula tibialis* присутствовал в гнездах малого лебедя *Cygnus*

Таблица 2. Таксономический и количественный состав беспозвоночных под колонией морских птиц и на склоне с типичной тундрой.
Table 2. Taxonomic and quantitative composition of invertebrates under a seabird colony and on a slope with a typical tundra.

Таксоны Taxa	Колония птиц Birdcliff							Типичная тундра Typical tundra					
	B1	B2	B3	B4	B5	Всего, экз. Total, inds	Доля, % Percentage, %	T1	T2	T3	T4	Всего, экз. Total, inds	Доля, % Percentage, %
Acari													
Mesostigmata			1			1	0.4						
Prostigmata	7		2			9	3.4						
Oribatida													
<i>Diapterobates notatus</i> (Thorell, 1871)	1	82	4			87	33.1		2		2	4	3.2
<i>Ceratoppia sphaerica</i> (L. Koch, 1879)		1	3	3	4	11	4.2		2		1	3	2.4
<i>Hermannia reticulata</i> Thorell, 1871					2	2	0.8						
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1855)								1				1	0.8
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael, 1880)										4		4	3.2
Aranei													
<i>Hilaira glacialis</i> (Thorell, 1871)	1♂, 8♀	1♀	5♂, 6♀	1♂, 3♀	2♀	27	10.2	2♂, 1♀, 1♂ juv		1♂	1♂	6	4.8
Erigoninae			1 juv			1	0.4						
<i>Erigone arctica palaeartica</i> Braendegaard, 1934	2♂		4♂			6	2.3	1♀			1♂	2	1.6
<i>Erigone tirolensis</i> L. Koch, 1872									1♂			1	0.8
<i>Mughiphantes sobrius</i> (Thorell, 1872)		1♀				1	0.4						
Linyphiidae					1 juv	1	0.4			1 juv		1	0.8
Insecta													
Collembola													
<i>Hypogastrura viatica</i> (Tullberg, 1872)			4			4	1.5						
<i>Desoria tshernovi</i> (Martynova, 1974)			1			1	0.4				1	1	0.8
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)			2		7	9	3.4						
<i>Isotoma anglicana</i> Lubbock, 1862			3			3	1.1	2	1	8	5	16	12.7
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	3	24	26	21	2	76	28.7	5	1	79		85	67.5
<i>Sminthurinus concolor</i> (Meinert, 1896)					1	1	0.4						
<i>Sminthurides malmgreni</i> (Tullberg, 1876)	8		1			9	3.4						
Collembola not identified	4		1	1	2	8	3.0					0	0
Coleoptera: Staphylinidae													
<i>Atheta graminicola</i> (Gravenhorst, 1806)	1♂, 2♀		1♀			4	1.5				2♂	2	1.6
<i>Boreophilina subplana</i> (J. Sahlberg, 1880)	1♂		1♀			2	0.8						
Количество видов Species number	8	5	15	3	7	17		5	5	5	7	12	
Количество, экз. Number, inds.	38	109	66	29	21	263	100	13	7	93	13	126	100

columbianus bewickii (Yarrell, 1830) на Новой Земле [Кривоуцкий и др., 2003]. Вид находили в гнездах обыкновенной гаги [Coulson et al., 2009] и бургомистра [Лебедева и др., 2012], в орнитогенной почве вблизи птичьего базара [Лебедева и др., 2006] на Шпицбергене. На беломорских островах Кандалакшского заповедника (подзона северной тайги) был доминирующим по обилию в гнездах сизой чайки *Larus canus* Linnaeus, 1758 [Бызова и др., 1986]. Встречался в гнездах лапландского подорожника на острове Вайгач [Мелехина и др., 2019]. *Tectocephus velatus* обнаружен в гнездах сизой чайки

на беломорских островах Кандалакшского заповедника [Бызова и др., 1986]. Был одним из доминантов в орнитогенной наскальной растительности беломорских островов [Бызова и др., 1986], орнитогенной почве вблизи поселка Баренцбург [Лебедева и др., 2006], гнездах лапландского подорожника на острове Вайгач [Мелехина и др., 2019].

Пауки – подвижные хищники, играют важную роль в экосистемах, занимая верхний трофический уровень среди беспозвоночных Шпицбергена. В наших небольших сборах отмечены 4 вида из 18 известных

для архипелага [Aakra, Hauge 2003; Coulson et al., 2014; Coulson, 2015; Dahl et al., 2018]. На профиле под колонией птиц в ловушках найдены 36 экземпляров трех видов: *Hilaira glacialis*, *Erigone arctica*, *Mughiphantes sobrius* – и ювенильный экземпляр Linyphiidae. Доминировал *H. glacialis* (75% от всех пауков в пробах на профиле). Отмечен по всему склону под колонией птиц, обильнее всего был на ПП В1 и В3. На участках В1, В3 и В5 найдены и самки, и самцы этого вида, на остальных площадках под колонией – только самки. Вторым по встречаемости среди пауков был *E. arctica palaeartica*, на участках В1 и В3 зарегистрированы только самцы.

Активность пауков была существенно ниже на склоне типичной тундры, где также доминировал *Hilaira glacialis* (60% от всех пауков на этом профиле ($n = 10$)). Здесь были встречены взрослые самки и самцы, а также ювенильный самец. Вторым по зарегистрированной численности так же, как и под колонией птиц, был *Erigone arctica palaeartica* (20%). Оба вида, *H. glacialis* и *E. arctica palaeartica*, широко распространены в разных местообитаниях на Шпицбергене и по частоте встречаемости составляют около 50%, часто отмечаются в одних и тех же местообитаниях [Dahl et al., 2018]. В Баренцбурге *E. arctica* был отмечен в районе подсобного хозяйства в антропогенно трансформированном местообитании с богатой нетипичной растительностью на почвах, обогащенных многолетними стоками навоза [Coulson et al., 2013b].

Единичные экземпляры двух видов: *Erigone tirolensis* и *Mughiphantes sobrius* – найдены на склоне с типичной тундровой растительностью и на ПП В2 под колонией птиц соответственно. Примечательно, что в обширном исследовании в близких к Баренцбургу местонахождениях (Колсбей, Ханаскогдален, Хиокефеллет и Брейноза близ Лонгйра) [Dahl et al., 2018] вид *E. tirolensis* не был обнаружен, что авторы объясняют его низкой численностью на Шпицбергене, тогда как *M. sobrius* был отмечен во всех пунктах исследования в тундровых сообществах разного типа с численностью от умеренной до низкой.

Collembolы. Наибольшее видовое разнообразие и встречаемость выявлены на склоне под колонией: 7 видов, которые повсеместно распространены на архипелаге (табл. 2). Наибольшее количество экземпляров ногохвосток было отмечено на ПП В3, где также зарегистрировано самое высокое разнообразие этой группы – 6 видов. Доминирующим видом является *Lepidocyrtus lignorum*, встреченный вдоль всего склона. Его доля составила около 69% всего населения коллембол, собранных с помощью ловушек. Относительно высокая его встречаемость была на участках склона В2–В4. *Lepidocyrtus lignorum* обычен в различных местообитаниях, в условиях Скандинавии предпочитает богатую гумусированную почву с луговой растительностью [Fjellberg, 2007]. Его обилие в середине склона под колонией птиц свидетельствует о том, что именно в этой части аккумулируется большое количество органических веществ.

В целом орнитогенные почвы характеризуются высоким содержанием гумуса и водорастворимого

органического вещества [Лебедев, 2009], что сказывается на распределении беспозвоночных сапрофагов. Известно, что большие запасы мертвого органического вещества сконцентрированы вблизи колоний морских птиц в сравнении с участками, где влияние птиц незначительно [Jakubas et al., 2008]. Как было показано ранее на примере колонии люриков на Шпицбергене [Zmudczyńska et al., 2012], численность коллембол уменьшалась по мере удаления от колонии, при этом связь между плотностью ногохвосток и конкретными физико-химическими параметрами почвы, а также характеристиками растительности была слабой. В орнитогенных местообитаниях высокоширотной Арктики численность коллембол варьирует в широких пределах (табл. 3).

Обращает на себя внимание доминирование различных видов коллембол на птичьих базарах в разных арктических районах, что обусловлено, по-видимому, локальными условиями этих экосистем. Так, в орнитогенных субстратах и на птичьих базарах Земли Франца Иосифа зарегистрировано 13 видов ногохвосток, абсолютным доминантом оказался *Hypogastrura concolor* [Бабенко, 2018]. В орнитогенных почвах, на гнездовых карнизах кайр и в колониях гаг арктических тундр Новой Земли обнаружено 17 видов коллембол, среди которых наиболее многочисленными были *Xenylla humicola* (Fabricius, 1780) и *Folsomia taimyrica* Martynova et al., 1973 [Булавицев, Бабенко, 1993; Бабенко, 2018]. На птичьих базарах, в гнездах и гнездовом мусоре моевок, совиных «столовых» острова Большевик (Северная Земля) сообщество коллембол представлены 12 видами [Булавицев, Бабенко, 1989; Бабенко, 2018]. В западной части Шпицбергена (Хорнсунд) и на Северо-Восточной Земле число видов гораздо выше и варьирует в пределах 7–26, численность здесь также высока, но не выше, чем на Земле Франца Иосифа [Uvarov, Byzova, 1995; Byzova et al., 1995; Fjellberg, 1997; Lebedeva, Taskaeva, 2012].

Более низкая встречаемость на склоне под колонией птиц в нашем исследовании была характерна для двух видов: *Folsomia quadrioculata* и *Sminthurides malmgreni*, которые не были отмечены на склоне с типичной тундрой (табл. 2). *Folsomia quadrioculata* – полизональный вид, для которого свойственно отсутствие предпочтения какого-либо биотопа. На европейском северо-востоке России является одним из доминирующих видов как в лесных, так и тундровых экосистемах [Potapov, 2001]. Этот вид доминировал под колонией люриков в Хорнсунде на Шпицбергене [Zmudczyńska et al., 2012] (табл. 3). *Sminthurides malmgreni* – также широко распространенный гигрофильный вид, в Палеарктике распространен от Северной Африки до высокой Арктики [Bretfeld, 1999]. Обычен для пойменных биогеоценозов, встречается вдоль берегов озер, рек, морей, иногда в моховом покрове на дне карстовых воронок [Бабенко, 2008].

Под колонией птиц, в основном на ПП В3, был отмечен также *Hypogastrura viatica* (3.6% от всех коллембол на данном профиле) – космополит, который встречается в некоторых районах Арктики. Обычен для морских побережий, обилие на птичьих базарах, в

Таблица 3. Численность и доминирующие виды коллембол в орнитогенных местообитаниях высокоширотной Арктики по данным литературных источников.

Table 3. Abundance and dominant species of collembolans in ornithogenic habitats of the high-latitude Arctic according to literature.

Район исследования Study area	Количество видов / Number of species	Относительная численность / Relative abundance	Типичные доминанты Typical dominants	Источники References
Хорнсунд, архипелаг Шпицберген Hornsund, Svalbard	11	62–1482*	<i>Folsomia quadrioculata</i>	[Uvarov, Byzova, 1995; Byzova et al., 1995]
Хорнсунд, архипелаг Шпицберген Hornsund, Svalbard	7	2.5–66.5**	<i>Folsomia quadrioculata</i> , <i>Hypogastrura viatica</i>	[Zmudczyńska et al., 2012]
Нью-Алесунд, архипелаг Шпицберген, Ny-Ålesund, Svalbard	–	0.2–0.3**	–	[Bengtson et al., 1974]
Остров Северо-Восточная Земля, архипелаг Шпицберген / Nordaustlandet, Svalbard	7–26	–	<i>Hypogastrura tullbergi</i> , <i>Desoria tshernovi</i>	[Fjellberg, 1994; Lebedeva, Taskaeva, 2012]
Остров Нортбрук, архипелаг Земля Франца Иосифа / Northbrook Island, Franz Josef Land archipelago	9	17.7***	<i>Hypogastrura concolor</i>	[Бабенко, 2018] / [Babenko, 2018]
Остров Гукера, архипелаг Земля Франца Иосифа / Hooker Island, Franz Josef Land archipelago	14	11.6***	<i>Hypogastrura concolor</i>	[Бабенко, 2018] / [Babenko, 2018]
Южный остров, архипелаг Новая Земля / Southern Island, Novaya Zemlya archipelago	6	~9***	<i>Xenylla humicola</i>	[Булавинцев, Бабенко, 1993] / [Bulavintsev, Babenko, 1993]
Мыс Желания, архипелаг Новая Земля / Cape Zhelaniya, Novaya Zemlya archipelago	11	8.1***	<i>Folsomia taimyrica</i>	[Бабенко, 2018] / [Babenko, 2018]
Оранские острова, архипелаг Новая Земля / Oranskiye Islands, Novaya Zemlya archipelago	13	3.7***	<i>Folsomia taimyrica</i> , <i>Folsomia quadrioculata</i>	[Бабенко, 2018] / [Babenko, 2018]
Остров Большевик, архипелаг Северная Земля / Bolshevik Island, Severnaya Zemlya archipelago	12	0.8–11***	<i>Hypogastrura tullbergi</i> , <i>Hypogastrura concolor</i>	[Булавинцев, Бабенко, 1989; Бабенко, 2018] / [Bulavintsev, Babenko, 1989; Babenko, 2018]

Примечание. Относительная численность выражена: * – экз./25 см², ** – тыс. экз./м², *** – тыс. экз./дм².

Note. Relative abundance: * – ind./25cm², ** – thous. ind./m², *** – thous. ind./dm².

гниющих морских водорослях и т.д. Этот вид мобилен и быстро реагирует на изменения условий [Fjellberg, 1997], однако каких-либо специфических адаптаций к развитию в высоких широтах у него нет. *Isotoma anglicana* отмечен также на ПП ВЗ (2.7%). Вид был многочисленнее и представлен во всех ловушках на склоне типичной тундры (12.7% от всех коллембол на профиле). *Isotoma anglicana* – эвритопный вид, обычный для Восточной и Западной Европы. На арктических островах Шпицберген и Новая Земля это единственный представитель данного рода [Babenko, Fjellberg, 2006; Fjellberg, 2007]. В Европе встречается как в лесах, так и в открытых местообитаниях с высоким содержанием органического вещества [Fjellberg, 2007], обычен на полях, сельскохозяйственных угодьях [Ротаров, 2001], отмечен в городских почвах под одиночными деревьями [Kuznetsova, 1994]. Под колонией птиц обнаружены также единичные экземпляры *Desoria tshernovi* (ВЗ) и *Sminthurinus*

concolor (ВЗ). *Desoria tshernovi* – циркумполярный вид, являющийся массовым в Арктике. Обычен во влажных холодных местообитаниях [Fjellberg, 2007]. На Шпицбергене встречается на влажных лугах, во мхах вдоль озер [Fjellberg, 1994]. Вне Арктики известны две его находки: в карстовых воронках Среднего Урала [Потапов, 2003] и в Пинежском заповеднике [Babenko, 2008]. *Sminthurinus concolor* – вид, широко распространенный на севере, как в Арктике [Babenko, Fjellberg, 2006], так и в альпийских тундрах [Fjellberg, 2007]. Предпочитает влажные местообитания, встречается во мхах.

Жесткокрылые. Два вида стифилиниды, *Atheta graminicola* (4 экз., самец и самки) и *Boreophilina subplana* (2 экз.), ранее известных для Шпицбергена [Coulson, 2007], были отмечены в нижней части склона под колонией птиц. Самец *Atheta graminicola* встречен также на склоне с типичной тундровой растительностью. Этот вид широко распространен

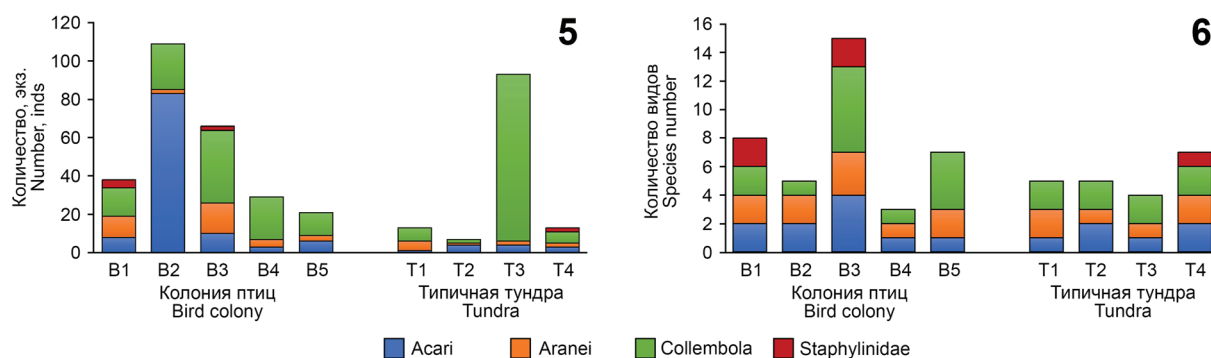


Рис. 5–6. Соотношение групп беспозвоночных под колонией морских птиц (B1–B5) и на склоне с типичной тундрой (T1–T4).

5 – по количеству экземпляров; 6 – по видовому богатству.

Figs 5–6. The ratio of invertebrate groups under seabird colony (B1–B5), and on the slope with typical tundra (T1–T4) habitats.

5 – by the number of specimens; 6 – by species diversity.

на Шпицбергене, в том числе под птичьими базарами [Coulson et al., 2013b]. *Boreophilia subplana* на склоне с типичной тундровой растительностью не встречался. Ранее показано, что на Шпицбергене стафилиниды *Atheta graminicola* и *Boreophilia subplana* в наибольшем количестве обнаружены среди влажной и пышной растительности под крупными птичьими базарами, расположенными на склонах южной экспозиции [Coulson, 2000]. Было высказано предположение, что их отсутствие в местообитаниях под птичьими базарами северной экспозиции связано с температурным фактором [Coulson, 2000].

Разнообразие беспозвоночных. Видовое богатство в целом на двух профилях бедное. Соотношение групп беспозвоночных (почвенные клещи, пауки, ногохвостки и стафилиниды) по количественному составу существенно варьирует между двумя профилями: под колонией птиц и на склоне с типичной тундровой растительностью ($\chi^2 = 876.7$; $df = 3$; $P < 0.0001$) (рис. 5). В целом в обоих местообитаниях по численности доминируют коллемболы, за исключением ПП B2 и T2. Наибольшая активность беспозвоночных отмечена под колонией птиц, в частности на участках B2 и B3 и на участке типичной тундры T3. В верхней части склона под колонией, где мощность почв была слабее, а их возраст близок к современному, активность беспозвоночных была низкой. Можно отметить, что на этом профиле повышенная влажность была характерна для участков B1 и B3. Здесь и было относительно высокое количество и наивысшее таксономическое разнообразие беспозвоночных. Микрорельеф склона в его нижней части формирует две плоские площадки, приходящиеся на эти участки. Для них характерна большая толщина органогенного слоя почвы, аккумуляция и разложение органического вещества, поступающего по склону от колонии, развитый растительный покров.

В орнитогенном местообитании выявлено 17 видов, тогда как на склоне с типичной тундровой растительностью 12. Однако соотношение количества видов разных групп беспозвоночных (почвенные клещи, пауки, ногохвостки и стафилиниды) достоверно

не различалось на двух профилях ($\chi^2 = 6.8$; $df = 3$; $P = 0.0774$) (рис. 6).

Относительно высокое видовое богатство было на участке B3 под колонией птиц: здесь было отмечено 15 видов. Это может свидетельствовать о наличии наилучших условий для беспозвоночных под колонией птиц, на участке, сформировавшемся около 400 лет назад, с мощным органогенным почвенным слоем, богатым гумусом, с развитым растительным покровом и повышенной влажностью. Здесь функционирует более разнообразное и, таким образом, устойчивое сообщество беспозвоночных, состоящее из представителей разных трофических уровней, включая хищников (пауков и стафилинид).

Заключение

Данные радиоуглеродного анализа показали, что исследуемые орнитогенные почвы под колонией птиц, расположенной на окраине поселка Баренцбург, начали формироваться около 1000 лет назад, а наиболее плодородный и заселенный беспозвоночными участок – около 400 лет назад. Вероятно, особенности ландшафтной структуры скальных выходов не способствовали разрастанию колонии птиц на протяжении ее существования. Вариации в количественном и таксономическом составе беспозвоночных животных, приуроченных к определенным участкам склона под колонией птиц, могут быть результатом одновременного влияния нескольких факторов: особенностей поступления и депонирования продуктов жизнедеятельности птиц, темпов формирования и мощности почвы и растительного покрова в условиях низких температур в зависимости от микрорельефа и водотоков. Это было показано на других примерах других птичьих базаров на Шпицбергене [Euroala, Nakala, 1977]. Над скалами, где гнездятся птицы, расположено плато, на котором в период отрицательных температур формируется мощный снеговой покров. В весенне-летний период с постепенным таянием снега на плато талые воды формируют водотоки, что приводит к повышенной влажности отдельных участков склона,

эрозии почв и смыву микроартропод к подножью склона.

Экосистемы птичьих базаров формируют своеобразные интразональные сообщества: к почвам, обогащенным органическим веществом, приурочены специфические растительные ассоциации. Под крупными колониями птиц запасы надземной травянистой фитомассы относительно фоновых ландшафтов увеличены в 1.5–2 раза, что особенно выражено в нижних частях склонов [Ellis, 2005; Авессаломова, Иванов, 2011; Zmudczyńska-Skarbek et al., 2013]. При этом в орнитогенных местообитаниях наблюдается высокая вариабельность биогеохимических параметров, повышенное количество минеральных веществ в растениях [Иванов и др., 2009; Zmudczyńska-Skarbek et al., 2017]. Орнитогенные почвы обогащены фосфором, азотом и другими биогенными элементами, что увеличивает их трофность. Содержание общего азота в доминирующих видах в растительных сообществах под исследуемой колонией в окрестностях поселка Баренцбург возрастает вблизи мест гнездования птиц и в нижней части склонов [Марковская, Шмакова, 2017]. Доказано, что в орнитогенном ландшафте на Шпицбергене численность коллембол существенно выше, чем в типичных зональных местообитаниях, где влияние птиц значительно ниже [Zmudczyńska-Skarbek et al., 2015].

Анализ небольшого материала, полученного нами в результате исследований местообитаний беспозвоночных под колонией птиц и на склоне с типичной тундровой растительностью, позволяет сделать предварительные выводы. Колония птиц начала формироваться более 1000 лет назад. Самые высокие численность и видовое разнообразие отмечены на участке склона, радиоуглеродный возраст почвы которого датируется возрастом около 400 лет. Тем не менее формирование структуры сообщества беспозвоночных связано не только с возрастом почв, но зависит также от других факторов. Активность и видовая структура беспозвоночных существенно различаются в двух разных местообитаниях: сообщество беспозвоночных более разнообразно в орнитогенном местообитании. В обоих местообитаниях сообщество включает беспозвоночных разных таксономических групп и трофических уровней, в том числе хищников. На двух профилях отмечены уже известные для Шпицбергена виды орибатид, пауков, коллембол и стафилинид; зарегистрировано новое местонахождение для редкого вида *Erigone tirolensis*.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность рецензентам А.Б. Бабенко и А.С. Зайцеву (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия) за ценные критические замечания, которые позволили улучшить рукопись, а также А.В. Танасевичу, А.В. Пономарёву, В.Б. Семенову, В.И. Гусарову и Э.А. Хачикову за помощь в определении пауков и стафилинид.

Исследование на Шпицбергене выполнено по государственному заданию ММБИ РАН «Комплексные исследования экосистем фьордов и морей, омывающих архипелаг Шпицберген» и частично по теме государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН № АААА-А17-117112850235-2.

Литература

- Авессаломова И.А., Иванов А.Н. 2011. Геохимические особенности функционирования орнитогенных ландшафтов острова Талан (Охотское море). *Вестник Московского университета. Серия 5. География*. 4: 78–85.
- Ардамацкая Т.Б. 1967. Влияние массовых колоний птиц на растительность и животное население о. Орлова. В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М.: Наука: 113–114.
- Бабенко А.Б. 2018. Ногохвостки (Collembola) приполярных ландшафтов Северного полушария. *Зоологический журнал*. 97(3): 261–285. DOI: 10.7868/S0044513418030029
- Бреслина И.П., Карпович В.Н. 1967. Распределение морских колониальных птиц по ландшафтам и их влияние на становление и состав растительности. В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М.: Изд-во МОИП: 108–110.
- Бреслина И.П., Карпович В.Н. 1969. Развитие растительности под влиянием жизнедеятельности колониальных птиц. *Ботанический журнал*. 54(5): 690–696.
- Булавинцев В.И., Бабенко А.Б. 1989. Коллемболы в полярной пустыне острова Большевик (Северная Земля). *Зоологический журнал*. 68(7): 1046–1049.
- Булавинцев В.И., Бабенко А.Б. 1993. Комплексы коллембол Новой Земли. В кн.: Новая Земля. Природа. История. Археология. Культура. Труды Морской арктической комплексной экспедиции (МАКЭ). Книга 1. М.: 251–255.
- Бызова Ю.Б., Уваров А.В., Губина В.Г., Залеская Н.Т., Захаров А.А., Петрова А.Д., Суворов А.А., Воробьева Е.Г. 1986. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника. М.: Наука: 312 с.
- Веселов В.М., Прибыльская И.Р., Мирзеабасов О.А. 2018. Специализированные массивы для климатических исследований. URL: <http://aisori-m.meteo.ru/> (дата обращения: 11.10.2020).
- Зеленская А.А. 1995. Влияние поселений крупных чаек на растительность приморских тундр. *Экология*. 5: 395–399.
- Зырянов С.В., Марасаев С.Ф. 2003. Орнитологические исследования в прибрежной зоне Ис-фьорда (Западный Шпицберген) летом 2001 г. В кн.: Комплексные исследования природы Шпицбергена. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН: 151–158.
- Иваненко Н.Ю. 2006. Наблюдения за птицами в окрестностях Баренцбурга, Пирамиды и Лонгйира на Западном Шпицбергене летом 2005 г. В кн.: Комплексные исследования природы Шпицбергена. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН: 305–321.
- Иваненко Н.Ю. 2009. Гнездовая орнитофауна Грен-фьорда (Западный Шпицберген). В кн.: Проблемы морской палеоэкологии и биогеографии в эпоху глобальных изменений. М.: ГЕОС: 272–283.
- Иванов А.Н. 2006. Орнитогенные геосистемы малых островов Северной Пацифики. *Вестник Московского университета. Серия 5. География*. 3: 58–62.
- Иванов А.Н., Авессаломова И.А. 2008. Ландшафтно-геохимические особенности орнитогенных геосистем Ямских островов (Охотское море). *Вестник Московского университета. Серия 5. География*. 2: 35–42.
- Иванов А.Н., Авессаломова И.А., Хрусталева М.А. 2009. Биогеохимия орнитогенных геосистем Ямских островов (Охотское море). *География и природные ресурсы*. 4: 100–106.
- Королева Н.Е. 2004. Состав орнитогенной растительности на южном побережье залива Белльсунн (Западный Шпицберген). В кн.: Комплексные исследования природы Шпицбергена. Вып. 4. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН: 255–263.
- Королева Н.Е., Константинова Н.А., Белкина О.А., Давыдов Д.А., Лихачев А.Ю., Савченко А.Н., Урбанавичене И.Н. 2008. Флора и растительность побережья Грен-фьорда (архипелаг Шпицберген). Апатиты: K&M. 132 с.
- Кривоуцкий Д.А., Дроздов Н.Н., Лебедева Н.В., Калякин В.Н. 2003. География почвенных микроартропод островов Арктики.

- Вестник Московского университета. Серия 5. География. 6: 33–40.
- Криволуцкий Д.А., Лебрен Ф., Кунст М., Акимов И.А., Баяртогтох Б., Василиу Н., Голосова А.Д., Гришина А.Г., Карппинен Е., Крамной В.Я., Ласкова А.М., Лакстэн М., Маршалл В.Г., Матвеев А.А., Нетужилин И.А., Нортон Р.А., Ситникова А.Г., Смрж Й., Стари Й., Тарба З.М., Шалдыбина Е.С., Эйтминавичюте И.С. 1995. Панцирные клещи: Морфология, развитие, филогения, экология, методы исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palustris* C.L. Koch, 1839. М.: Наука. 224 с.
- Лебедев В.Д. 2009. Распространение панцирных клещей на островах и побережье Баренцева моря. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ставрополь: Ставропольский государственный университет: 22 с.
- Лебедева Н.В., Лебедев В.Д., Мелехина Е.Н. 2006. Новые данные о фауне оribатид (Oribatei) Шпицбергена. Доклады Академии наук. 407(6): 845–849.
- Лебедева Н.В., Мелехина Е.Н., Гвяздович Д.Я. 2012. Новые данные о почвенных клещах в гнездах бургомистра *Larus hyperboreus* L. на архипелаге Шпицберген. Вестник Южного научного центра. 8(1): 70–75.
- Марковская Е.Ф., Шмакова Н.Ю. 2017. Растения и лишайники Западного Шпицбергена: экология, физиология. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского государственного ун-та. 270 с.
- Мелехина Е.Н., Зиновьева А.Н. 2012. Первые сведения о панцирных клещах (Acari: Oribatida) хребта Пай-Хой (Югорский полуостров). Известия Коми научного центра УрО РАН. 2(10): 42–50.
- Мелехина Е.Н., Матюхин А.В., Глазов П.М. 2019. Панцирные клещи в гнездах лапландского подорожника (*Calcarius lapponicus*) на арктическом острове Вайгач. Анализ фауны острова. Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 8: 108–122. DOI: 10.17076/bg892
- Потапов М.Б. 2003. Тундровые сообщества коллембол (Collembola, Hexapoda) в карстовых пещерах Среднего Урала. В кн.: Разнообразие беспозвоночных животных на севере. Тезисы докладов 2-й международной конференции (г. Сыктывкар, 17–22 марта 2003 г.). Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН: 65.
- Сидорчук Е.А. 2009. К фауне панцирных клещей (Acariformes, Oribatida) Полярного Урала. Зоологический журнал. 88(7): 1–9.
- Татарникова И.П. 1967. О влиянии птиц на растительность острова Большого Айнова (Западный Мурман). В кн.: Структура и функционально-биоценотическая роль животного населения суши. М.: Наука: 111–112.
- Татарникова И.П. 1975. Количественная характеристика экскреторной деятельности крупных чаек и влияние ее на растительность. В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука: 107–110.
- Чичагова О.А. 1985. Радиоуглеродное датирование гумуса почв. М.: Наука. 157 с.
- Чичагова О.А., Хохлова О.С., Зазовская Э.П., Горячкин С.В. 2008. Радиоуглеродный анализ и проблемы памяти почв. В кн.: Память почв: Почва как память биосферно-геосферно-антропогенных взаимодействий. М.: АКИ: 182–204.
- Aakra K., Hauge E. 2003. Checklist of Norwegian spiders (Arachnida: Araneae), including Svalbard and Jan Mayen. Norwegian Journal of Entomology. 50: 109–129.
- Ávila-Jiménez M.L., Coulson S.J., Solhøy T., Sjöblom A. 2010. Overwintering of terrestrial Arctic arthropods: the fauna of Svalbard now and in the future. Polar Research. 29(1): 127–137. DOI: 10.1111/j.1751-8369.2009.00141.x
- Ávila-Jiménez M.L., Gwiazdowicz D.J., Coulson S.J. 2011. The mesostigmatid mite (Acari: Parasitiformes) fauna of Svalbard: a revised inventory of a high Arctic Archipelago. Zootaxa. 3091(1): 33–41. DOI: 10.11646/zootaxa.3091.1.2
- Ávila-Jiménez M.L., Solhøy T., Gwiazdowicz D.J., Fjellberg A., Dózsá-Farkas K., Monson F., De Smet W.H., Stur E., Ekrem T., Coulson S.J. 2019. The terrestrial invertebrate fauna of Edgeøya, Svalbard: Arctic landscape community composition reflects biogeography patterns. Polar Biology. 42(5): 837–850. DOI: 10.1007/s00300-019-02471-x
- Babenko A.B. 2008. Springtails (Hexapoda, Collembola) in Karst Landscapes of the Pinega State Reserve. Entomological Review. 88(2): 150–163. DOI: 10.1134/S0013873808020036
- Babenko A., Fjellberg A. 2006. Collembola septentrionale. A catalogue of springtails of the Arctic regions. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 190 p.
- Bayartogtokh B., Schatz H., Ekrem T. 2011. Distribution and diversity of the soil mites of Svalbard, with redescrptions of three known species (Acari: Oribatida). International Journal of Acarology. 37(6): 467–484. DOI: 10.1080/01647954.2010.525525
- Bengtson S.A., Fjellberg A., Solhøy T. 1974. Abundance of tundra arthropods in Spitsbergen. Insect Systematics and Evolution. 5(2): 137–142. DOI: 10.1163/187631274X00164
- Bretfeld G. 1999. Synopses on Palaearctic Collembola. Vol. 2. Symphypleona. Görlitz: Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz. 318 p.
- Byzova J.B., Uvarov A.V., Petrova A.D. 1995. Seasonal changes in communities of soil invertebrates in tundra ecosystems of Hornsund, Spitsbergen. Polish Polar Research. 16(3–4): 245–266.
- Chajkowski A. 1992. The effect of a *Platus alle* colony on development of Spitsbergen tundra. In: Landscape, life world and man of high Arctic. Warszawa: Inst/Ecol, Polish Academy of Sciences: 245–254.
- Christensen T., Barry T., Taylor J.J., Doyle M., Aronsson M., Braa J., Burns C., Coon C., Coulson S., Cuyler C., Falk K., Heiðmarsson S., Kulmala P., Lawler J., MacNearney D., Ravolainen V., Smith P.A., Soloviev M., Schmid N.M. 2020. Developing a circumpolar programme for the monitoring of Arctic terrestrial biodiversity. Ambio. 49(3): 655–665. DOI: 10.1007/s13280-019-01311-w
- Coulson S.J. 2000. A review of the terrestrial and freshwater invertebrate fauna of the High Arctic Archipelago of Svalbard. Norwegian Journal of Entomology. 47: 41–63.
- Coulson S.J. 2007. Terrestrial and freshwater invertebrate fauna of the High Arctic archipelago of Svalbard. Zootaxa. 1448(1): 41–68. DOI: 10.11646/zootaxa.1448.1.2
- Coulson S.J. 2015. The alien terrestrial invertebrate fauna of the High Arctic archipelago of Svalbard: potential implications for the native flora and fauna. Polar Research. 34(1): 27364. DOI: 10.3402/polar.v34.27364
- Coulson S.J., Convey P., Aakra K., Aarvik L., Ávila-Jiménez M.L., Babenko A., Biersma E.M., Boström S., Brittain J.E., Carlsson A.M., Christofersen K., De Smet W.H., Ekrem T., Fjellberg A., Füreder L., Gustafsson D., Gwiazdowicz D.J., Hansen L.O., Holmstrup M., Hullé M., Kaczmarek L., Kolicka M., Kuklin V., Lakka H.-K., Lebedeva N., Makarova O., Maraldo K., Melekhina E., Ødegaard F., Pilskog H.E., Simon J.C., Sohlenius B., Solhøy T., Söli G., Stur E., Tanasevitch A., Taskaeva A., Velle G., Zawierucha K., Zmudczyńska-Skarbek K. 2014. The terrestrial and freshwater invertebrate biodiversity of the archipelagoes of the Barents Sea; Svalbard, Franz Josef Land and Novaya Zemlya. Soil Biology and Biochemistry. 68: 440–470. DOI: 10.1016/j.soilbio.2013.10.006
- Coulson S.J., Fjellberg A., Gwiazdowicz D.J., Lebedeva N.V., Melekhina E.N., Solhøy T., Erséus C., Maraldo K., Miko L., Schatz H., Schmelz R.M., Soli G., Stur E. 2013a. Introduction of invertebrates into the High Arctic via imported soils: the case of Barentsburg in the Svalbard. Biological Invasions. 15(1): 1–5. DOI: 10.1007/s10530-012-0277-y
- Coulson S.J., Fjellberg A., Gwiazdowicz D.J., Lebedeva N.V., Melekhina E.N., Solhøy T., Erséus C., Maraldo K., Miko L., Schatz H., Schmelz R.M., Soli G., Stur E. 2013b. The invertebrate fauna of anthropogenic soils in the High-Arctic settlement of Barentsburg, Svalbard. Polar Research. 32(1): 19273. DOI: 10.3402/polar.v32i0.19273
- Coulson S.J., Fjellberg A., Melekhina E.N., Taskaeva A.A., Lebedeva N.V., Belkina O.A., Seniczak S., Seniczak A., Gwiazdowicz D.J. 2015. Microarthropod communities of industrially disturbed or imported soils in the High Arctic; the abandoned coal mining town of Pyramiden, Svalbard. Biodiversity and conservation. 24(7): 1671–1690. DOI: 10.1007/s10531-015-0885-9
- Coulson S.J., Fjellberg A., Snazell R., Gwiazdowicz D.J., Ávila-Jiménez M.L. 2011. On the Collembola, Araneae and Gamasida from the Kinnvika region of Nordaustlandet, Svalbard. Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography. 93: 253–257. DOI: 10.1111/j.1468-0459.2011.00425.x
- Coulson S.J., Moe B., Monson F., Gabrielsen G.W. 2009. The invertebrate fauna of High Arctic seabird nests: the microarthropod community inhabiting nest on Spitsbergen, Svalbard. Polar Biology. 32(7): 1041–1046. DOI: 10.1007/s00300-009-0603-8
- Coulson S.J., Refseth D. 2004. The terrestrial and freshwater invertebrate fauna of Svalbard (and Jan Mayen). In: A catalogue of the terrestrial and marine animals of Svalbard. Skrifter 201. Tromsø: Norwegian Polar Institute: 57–122.
- Dahl M.T., Yoccoz N.G., Aakra K., Coulson S.J. 2018. The Araneae of Svalbard: the relationships between specific environmental factors and spider assemblages in the High Arctic. Polar Biology. 41(5): 839–853. DOI: 10.1007/s00300-017-2247-4
- Davidson T., Wetterich S., Johansen K.L., Grønnow B., Windirsch T., Jeppesen E., Syväranta J., Olsen J., González-Bergonzoni I., Strunk A., Larsen N.K., Meyer H., Søndergaard J., Dietz R., Eulæars I., Mosbech A.

2018. The history of seabird colonies and the North Water ecosystem: contributions from palaeoecological and archaeological evidence. *Ambio*. 47(Suppl. 2): S175–S192. DOI: 10.1007/s13280-018-1031-1
- Descamps S., Aars J., Fuglei E., Kovacs K.M., Lydersen C., Pavlova O., Pedersen Å.Ø., Ravolainen V., Strøm H. 2017. Climate change impacts on wildlife in a High Arctic Archipelago – Svalbard, Norway. *Global Change Biology*. 23(2): 490–502. DOI: 10.1111/gcb.13381
- Ellis J.C. 2005. Marine birds on land: a review of plant biomass, species richness, and community composition in seabird colonies. *Plant Ecology*. 181(2): 227–241. DOI: 10.1007/s11258-005-7147-y
- Elvebakk A. 1990. Arctic research, advanced and prospects. A new method for defining biogeographical zones in the arctic. In: Proceeding of the Conference of Arctic and Nordic Countries on Coordination of Research in the Arctic, Leningrad. Part 2. December 1988. Moscow: Nauka: 175–186.
- Euroala S., Hakala A. 1977. The bird cliff vegetation of Svalbard. *Aquilo. Seria botanica*. 15: 1–18.
- Fjellberg A. 1994. The Collembola of the Norwegian Arctic Islands. Meddelelser 133. Oslo: Norsk Polarinstitut. 57 p.
- Fjellberg A. 1997. Collembola from Nordaustlandet, Svalbard. *Fauna Norvegica. Serie B, Norwegian journal of entomology*. 44(1): 71–75.
- Fjellberg A. 2007. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part II. Entomobryomorpha and Symphypleona. In: Fauna Entomologica Scandinavica. Vol. 42. Leiden – Boston: Brill: 1–264.
- Førland E.J., Benestad R., Hanssen-Bauer I., Haugen J.E., Skaugen T.E. 2011. Temperature and precipitation development at Svalbard 1900–2100. *Advances in Meteorology*. 2011: 893790. DOI: 10.1155/2011/893790
- Gąsiorowski M., Sienkiewicz E. 2019. Bird population changes reconstructed from isotopic signals of peat developed in a nutrient enriched tundra. *Science of the Total Environment*. 646: 1359–1366. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.07.453
- Hisdal V. 1985. Geography of Svalbard. Oslo: Norsk Polarinstitut. 81 p.
- Jakubas D., Wojczulanis-Jakubas K., Iliszko L.M., Kidawa D., Boehnke R., Blachowiak-Samołyk K., Stempniewicz L. 2020. Flexibility of little auks foraging in various oceanographic features in a changing Arctic. *Scientific Reports*. 10: 8283. DOI: 10.1038/s41598-020-65210-x
- Jakubas D., Zmudczyńska K., Wojczulanis-Jakubas K., Stempniewicz L. 2008. Faeces deposition and numbers of vertebrate herbivores in the vicinity of planktivorous and piscivorous seabird colonies in Hornsund, Spitsbergen. *Polish Polar Research*. 29(1): 45–58.
- Kuznetsova N.A. 1994. Collembola guild structure as an indicator of tree plantation conditions in urban areas. *Memorabilia zoologica*. 49: 197–205.
- Lebedeva N.V., Krivolutsky D.A. 2003. Birds spread soil microarthropods to Arctic islands. *Doklady Biological Sciences*. 391: 329–332. DOI: 10.1023/A:1025150500875
- Lebedeva N.V., Taskaeva A.A. 2012. Collembola (Arthropoda: Hexapoda) from the Arctic skua (*Stercorarius parasiticus* L.) habitat on the Nordaustlandet (Svalbard). *Russian Entomological Journal*. 21(4): 351–355.
- Mazei Yu.A., Lebedeva N.V., Taskaeva A.A., Ivanovsky A.A., Chernyshov V.A., Tsyganov A.N., Payne R.J. 2018a. Influence of seabirds on soil testate amoebae in the Arctic. *Polar Science*. 16(2): 78–85. DOI: 10.1016/j.polar.2018.03.001
- Mazei Yu.A., Lebedeva N.V., Taskaeva A.A., Ivanovsky A.A., Chernyshov V.A., Tsyganov A.N., Payne R.J. 2018b. What role does human activity play in microbial biogeography?: The revealing case of testate amoebae in the soils of Pyramiden, Svalbard. *Pedobiologia*. 67: 10–15. DOI: 10.1016/j.pedobi.2018.02.002
- Melekhina E.N. 2020. Analysis of Oribatid Fauna of the East European Tundra with First Reported Data of Subpolar Urals. *Diversity*. 12(6): 235. DOI: 10.3390/d12060235
- Odasz A.M. 1994. Nitrate reductase activity in vegetation below an arctic bird cliff, Svalbard, Norway. *Journal of Vegetation Science*. 5(6): 913–920. DOI: 10.2307/3236203
- Potapov M. 2001. Synopses on Palaearctic Collembola. Vol. 3. Isotomidae. Görlitz: Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz. 601 p.
- Seniczak A., Seniczak S., Schwarzfeld M.D., Coulson S.J., Gwiazdowicz D.J. 2020. Diversity and distribution of mites (Acari: Ixodida, Mesostigmata, Trombidiformes, Sarcoptiformes) in the Svalbard Archipelago. *Diversity*. 12(9): 323. DOI: 10.3390/d12090323
- Seniczak S., Seniczak A., Graczyk R., Tommervik H., Coulson S.J. 2017. Distribution and population characteristics of the soil mites *Diapterobates notatus* and *Svalbardia paludicola* (Acari: Oribatida: Ceratozetidae) in High Arctic Svalbard (Norway). *Polar biology*. 40(8): 1545–1555. DOI: 10.1007/s00300-017-2076-5
- Stempniewicz L. 1990. Biomass of dovekie excreta in the vicinity of a breeding colony. *Colonial Waterbirds*. 13: 62–66.
- Stempniewicz L. 1992. Manuring of tundra near a large colony of seabirds on Svalbard. In: Landscape, life world and man in the High Arctic. Warszawa: IE PAN Press: 255–269.
- Thannheiser D., Wüthrich C. 1999. Flora und Vegetation am St. Jonsfjord (Spitzbergen) unter besonderer Berücksichtigung der ornithogenen Tundra. *Norden*. 13: 291–301.
- Uvarov A.V., Byzova J.B. 1995. Species diversity and distribution of Collembolain the vicinity of Polish Polar Station, Hornsund area, Spitsbergen. *Polish Polar Research*. 16(3–4): 233–243.
- Yang J., Smith H.G., Sherratt T.N., Wilkinson D.M. 2010. Is there a size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms? A biogeographical analysis of testate amoebae from polar areas. *Microbial Ecology*. 59(4): 635–645. DOI: 10.1007/s00248-009-9615-8
- Yuan L., Sun L., Long N., Xie Z., Wang Y., Liu X. 2010. Seabirds colonized Ny-Ålesund, Svalbard, Arctic ~9,400 years ago. *Polar Biology*. 33(5): 683–691. DOI: 10.1007/s00300-009-0745-8
- Zawierucha K., Cytan J., Smykla J., Wojczulanis-Jakubas K., Kaczmarek Ł., Kosicki J.Z., Michalczyk Ł. 2015. Seabird guano boosts body size of water bears (Tardigrada) inhabiting the Arctic tundra. *Polar Biology*. 38(4): 579–582. DOI: 10.1007/s00300-014-1591-x
- Zawierucha K., Zmudczyńska-Skarbek K., Kaczmarek Ł., Wojczulanis-Jakubas K. 2016. The influence of a seabird colony on abundance and species composition of water bears (Tardigrada) in Hornsund (Spitsbergen, Arctic). *Polar Biology*. 39(4): 713–723. DOI: 10.1007/s00300-015-1827-4
- Zmudczyńska K., Olejniczak I., Zwolicki A., Iliszko L., Convey P., Stempniewicz L. 2012. Influence of alloctonous nutrients delivered by colonial seabirds on soil collembolan communities in Spitsbergen. *Polar Biology*. 35(8): 1233–1245. DOI: 10.1007/s00300-012-1169-4
- Zmudczyńska K., Zwolicki A., Barcikowski M., Iliszko L., Stempniewicz L. 2008. Variability of individual biomass and leaf size of *Saxifraga nivalis* L. along a transect between seabirds colony and seashore in Hornsund, Spitsbergen. *Ecological Questions*. 9: 37–44.
- Zmudczyńska-Skarbek K., Barcikowski M., Drobnik S.M., Gwiazdowicz D.J., Richard P., Skubała P., Stempniewicz L. 2017. Transfer of ornithogenic influence through different trophic levels of the Arctic terrestrial ecosystem of Bjørnøya (Bear Island). Svalbard. *Soil Biology and Biochemistry*. 115: 475–489. DOI: 10.1016/j.soilbio.2017.09.008
- Zmudczyńska-Skarbek K., Barcikowski M., Zwolicki A., Iliszko L., Stempniewicz L. 2013. Variability of polar scurvygrass *Cochlearia groenlandica* individual traits along a seabird influenced gradient across Spitsbergen tundra. *Polar Biology*. 36(11): 1659–1669. DOI: 10.1007/s00300-013-1385-6
- Zmudczyńska-Skarbek K., Zwolicki A., Convey P., Barcikowski M., Stempniewicz L. 2015. Is ornithogenic fertilization important for collembolan communities in Arctic terrestrial ecosystems? *Polar Research*. 34(1): 25629. DOI: 10.3402/polar.v34.25629
- Zwolicki A., Zmudczyńska-Skarbek K.M., Iliszko L., Stempniewicz L. 2013. Guano deposition and nutrient enrichment in the vicinity of planktivorous and piscivorous seabird colonies in Spitsbergen. *Polar Biology*. 36(3): 363–372. DOI: 10.1007/s00300-012-1265-5

Поступила / Received: 15.10.2020

Принята / Accepted: 4.12.2020

Опубликована онлайн / Published online: 11.12.2020